

Lepidoptera del Pantepui. Parte II. Descripción de nuevos Nymphalidae (Papilionoidea)

Mauro COSTA¹, Angel L. VILORIA², Stéphane ATTAL³ & Andrés ORELLANA⁴

¹ Res. Las Cumbres, avenida Las Acacias, La Florida, Caracas <mauro13x50@gmail.com>

² Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Apartado Postal 20632, Caracas 1020-A, Venezuela <aviloria@ivic.gob.ve>

³ 5-15 rue Olivier-Noyer, F – 75014 Paris <stephane.attal@wanadoo.fr>

⁴ Departamento de Ingeniería de Producción Animal, Universidad Nacional Experimental del Táchira, avenida Universidad, Paramillo, San Cristóbal 5001-A, Estado Táchira, Venezuela <aorell@unet.edu.ve>

Resumen. – Se describen el Nymphalidae Biblidinae Biblidini *Archaeogramma claritae* n. gen., n. sp., y el macho de *Perisama tepuiensis* Attal & De Marmels, 2012, especie poco conocida simpátrica con la anterior. Se discuten las afinidades posibles entre el nuevo género y *Diaethria* Billberg, 1820, *Perisama* Doubleday, 1849, y *Mesotaenia* Kirby, 1871. Se describe el Charaxinae Anaeni *Memphis paulus* n. sp. Se proveen datos bionómicos sobre el hábitat común de las tres especies, el Auyán Tepui, meseta elevada del Escudo de Guayana, sur de Venezuela.

Abstract. – **Lepidoptera from Pantepui. Part II. Description of new Nymphalidae (Papilionoidea).** The sympatric Nymphalidae Biblidinae Biblidini *Archaeogramma claritae* n. gen., n. sp., and the male of *Perisama tepuiensis* Attal & De Marmels, 2012, are described. Possible affinities of the new genus with *Diaethria* Billberg, 1820, *Perisama* Doubleday, 1849, and *Mesotaenia* Kirby, 1871, are discussed. The Charaxinae Anaeni *Memphis paulus* n. sp. is described as new. Bionomic data are provided for the common habitat of the three species, the Auyán Tepui, an elevated table mountain of the Guiana Shield in Southern Venezuela.

Résumé. – **Lepidoptera du Pantepui. Partie II. Description de nouveaux Nymphalidae (Papilionoidea).** Le Nymphalidae Biblidinae Biblidini *Archaeogramma claritae* n. gen., n. sp., et le mâle de *Perisama tepuiensis* Attal & De Marmels, 2012, espèce peu connue sympatrique de la précédente, sont décrits. Les possibles affinités entre le nouveau genre et *Diaethria* Billberg, 1820, *Perisama* Doubleday, 1849, et *Mesotaenia* Kirby, 1871, sont discutées. Le Charaxinae Anaeni *Memphis paulus* n. sp. est nouvellement décrit. Des données bionomiques sont données sur l'habitat commun des trois espèces, l'Auyán Tepui, plateau élevé du Bouclier guyanais, dans le sud du Venezuela.

Keywords. – Neotropical region, Venezuela, Pantepui, Auyán Tepui, Biblidinae, Biblidini, Callicorina, Charaxinae, Anaeni, taxonomy, new genus, new species.

En la primera parte de esta serie (COSTA *et al.*, 2014), se definió el Pantepui como Provincia biogeográfica de la Región Neotropical, aplicando el criterio de elementos endémicos a tres niveles jerárquicos (género, especie y subespecie) en la fauna de lepidópteros Papilionoidea y Hesperioidea. Recientes exploraciones a localidades selectas dentro del Pantepui han permitido, además de la mejora del conocimiento sobre lo ya descrito, el reconocimiento de otros endemismos novedosos en mariposas. Se describen aquí un nuevo género y dos nuevas especies de Nymphalidae.

Índice de colecciones. – MC, Mauro Costa, Caracas, Venezuela; MIZA, Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Maracay, Venezuela; MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, París; SA, Stéphane Attal, París.

Subfamilia **Biblidinae** Boisduval, 1833

***Archaeogramma* Attal & Viloria, n. gen.**

Especie tipo: *Archaeogramma claritae* Costa, n. sp.

Diagnosis. – Antenas: maza de color marrón nuez al reverso. Forma general de las alas: margen externo de las alas posteriores muy ondulado; alas posteriores del macho con ángulo anal pronunciado y pérdida de la curvatura externa. Patrón de coloración: ausencia de mancha

subapical en la cara dorsal de las alas anteriores; mancha costal clara a nivel postdiscal en la cara ventral de las alas anteriores. Cara ventral de las alas posteriores (fig. 1): cuatro líneas negras, tres internas (basal, postbasal y discal) y una externa (submarginal); una serie de siete manchas negras postdiscales dispuestas desde el espacio *elc* hasta el *e7*; una hilera regular de manchas rojas que ocupan, respectivamente, cada una de las celdas dispuestas en la región marginal.

La única especie conocida de *Archaeogramma* n. gen. es una mariposa de tamaño moderado (longitud de las alas anteriores: 20,5-23 mm). La cara dorsal de sus alas con fondo negro presenta manchas verde metálico en las anteriores y una banda azul cenizo en las posteriores. Este aspecto general es parecido a varias especies del género *Diaethria*. La cara ventral se compone de rojo en las anteriores, con ápice beige y líneas negras, con una mancha costal similar a la encontrada como carácter común en las especies del género *Perisama*; las alas posteriores ventrales

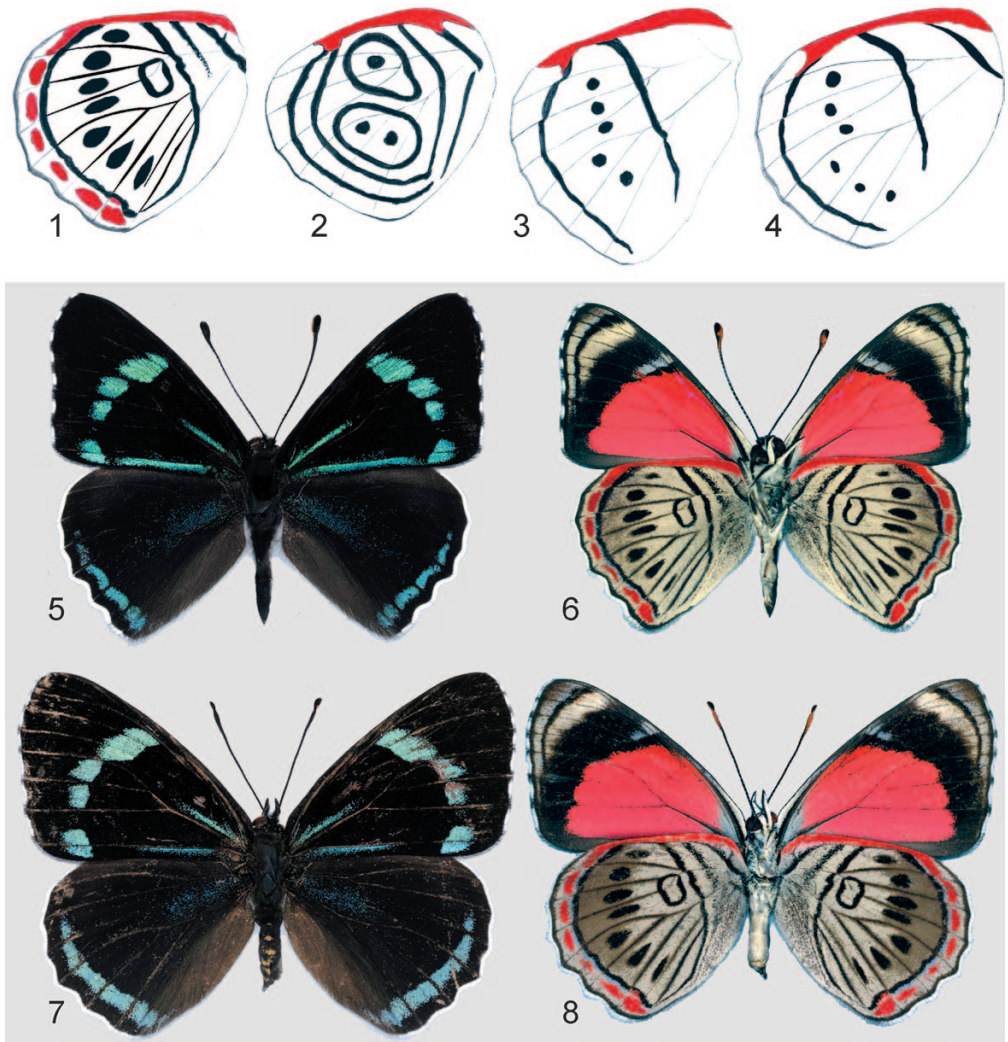


Fig. 1-8. – 1-4, Comparación de los elementos principales en el patrón de coloración de la cara ventral de las alas posteriores: 1, *Archaeogramma claritae* n. gen., n. sp.; 2, *Diaethria neglecta* (Salvin); 3, *Perisama alicia* (Hewitson); 4, *Mesotaenia vaninka* (Hewitson). – 5-8, *Archaeogramma claritae* n. gen., n. sp., caras dorsales (izquierda) y ventrales (derecha): 5-6, ♂ alotipo; 7-8, ♀ holotipo.

con fondo beige presentan un diseño con una combinación de caracteres que no se conoce en ningún otro género de ninfárido neotropical. La estructura de los genitalia masculinos, con un hypandrium característico, confirma que *Archaeogramma* pertenece a la subfamilia Biblidinae Boisduval, 1833, tribu Biblidini, subtribu Callicorina Orfila, 1952 (LAMAS, 2004).

Derivatio nominis. – Del griego *archaeo* (primitivo, arcaico) y *gramma* (diseño, escritura). O sea diseño primitivo, en referencia al patrón ventral de las alas posteriores.

Comparación con *Diaethria* Billberg, 1820. – El aspecto general de la cara dorsal de las alas de *Archaeogramma* n. gen. recuerda el de *Diaethria marchalii* (Guérin-Méneville, 1844) y *D. clymena* (Cramer, 1775).

En la cara ventral de las alas posteriores de *Archaeogramma* no existen diseños con figura de números arábigos como en la mayoría de las especies de *Diaethria* (“88” u “89”, fig. 2), sino una serie de siete manchas postdiscales negras oblongas y un pequeño aro central que es homólogo, por su ubicación discal y sus proporciones (fig. 1), a una porción de uno de los elementos de la cifra. Esta homología es más evidente comparando con *D. ceryx* (Hewitson, 1864). La hilera submarginal de manchas rojas que desciende hasta el tornus evoca el diseño de *D. astala* (Guérin-Méneville, 1844) con su línea roja submarginal sobrepuesta a la línea negra; pero, en el caso de *Archaeogramma*, tal hilera está claramente separada de la línea negra externa que limita las regiones postdiscal y submarginal.

Al proponer el nombre genérico *Diaethria*, BILLBERG (1820) no proporcionó ninguna descripción y se limitó a mencionar la especie típica: “G. *Diaethria* Eg. — *Papilio* ol. *Clymena* Brasil. Fbr.”. DILLON (1948) invalidó el género *Diaethria* justificándose en un supuesto vicio de forma. HEMMING (1967) lo revalidó en estos términos: “*Diaethria* Billberg, 1820, *Enum. Ins. Mus. Billb.*: 78. Type-species by monotypy: *Papilio clymena* Cramer, [1775], *Uitl. Kapellen* 1 (2): 38, pl. 24, fig. E, F.”. Entre una y otra publicación, las especies de este género se estuvieron agrupando bajo el nombre genérico de “*Callicore* Hübner”. Así mismo, diversos autores que posteriormente trataron el género *Diaethria* no emitieron juicios particulares en relación a la definición genérica; por ejemplo, MUYSHONDT (1975) cuyas investigaciones se orientaron al estudio de los estadios inmaduros de algunas especies, SMART (1975), DE LA MAZA (1977) y D’ABRERA (1987). Más tarde, DE VRIES (1987) y NEILD (1996), destacaron como rasgos característicos de *Diaethria*, las figuras de números en la cara ventral de las alas posteriores, situadas entre dos pares de líneas negras. Esta misma configuración es observable en los *Cyclogramma* Doubleday, 1847, carácter probablemente considerado por LAMAS (2004) para proponer su sinonimia con *Diaethria*.

Comparación con *Mesotaenia* Kirby, 1871. – Tanto *Archaeogramma* como *Mesotaenia* carecen de mancha subapical en la cara dorsal de las alas anteriores y, en la cara ventral, ambas exhiben una mancha costal postdiscal.

Las bandas dorsales de las alas son continuas en *Mesotaenia* y discontinuas en *Archaeogramma*. En la cara ventral de las alas posteriores (fig. 1 y 4), *Archaeogramma* posee tres líneas negras internas y siete puntos postdiscales negros, *Mesotaenia* tiene como máximo dos líneas internas y seis puntos. Adicionalmente la hilera de puntos submarginales rojos nunca existe en *Mesotaenia*.

Comparación con *Perisama* Doubleday, 1849. – *Archaeogramma* y *Perisama* tienen en común la presencia de una sufusión de escamas azul metálico hacia la región basal de la cara dorsal de las alas posteriores, y la mancha costal postdiscal en la cara ventral de las alas anteriores. También es importante mencionar que las antenas de *Archaeogramma* tienen una cara de la maza de color marrón, carácter distintivo de ciertas especies de *Perisama* del grupo de *P. lebasii* (Guérin-Méneville, 1844) *sensu* DESCIMON (1985). A este grupo pertenece *Perisama ambatensis phenix* Attal & Crosson du Cormier, 1996, cuyos caracteres morfológicos han

sido interpretados como basales, pudiendo representar la forma actual más cercana al ancestro hipotético de *Perisama* (ATTAL & CROSSON DU CORMIER 1996). El tipo de antena de *Archaeogramma* pudiera considerarse un carácter plesiomórfico dentro de los Biblidini.

En su definición del género *Perisama*, DOUBLEDAY in DOUBLEDAY & WESTWOOD (1849) destacó como rasgo principal la ausencia de dibujos de forma circular u oval en el lado ventral de las alas posteriores; del mismo modo, precisó que son dos las líneas que las cruzan (fig. 3). En *Archaeogramma* figuran cuatro líneas. DOUBLEDAY (1849) también señaló que los machos de *Perisama* suelen tener el cuerpo notablemente más robusto que los de *Diaethria*. En este aspecto *Archaeogramma* es más similar a *Diaethria* que a *Perisama*.

Discusión. – En su análisis del grafismo de las caras ventrales de las alas de *Diaethria* (fig. 9), SCHWANWITSCH (1930) propone una hipótesis según la cual el dibujo correspondiente a la línea que delimita basalmente el pequeño aro central presente en *Diaethria* (y ahora *Archaeogramma*) correspondería, en una fase evolutiva previa, a la formación de una protuberancia de la línea interna que se habría separado para formar una parte de la “cifra” superior de las *Diaethria*. Este postulado sugiere el posible carácter plesiomórfico del diseño alar en *Archaeogramma*.

La primera línea negra (basal) que toma apoyo en la base de las alas posteriores en su cara ventral, no sólo está presente en *Archaeogramma*, sino también en *Diaethria* y *Mesotaenia*. La segunda línea negra (postbasal) con contornos difusos no tiene equivalente en los dos últimos géneros. La tercera línea interna (discal) es homóloga con la segunda línea (postbasal-discal) de *Diaethria* y a la línea interna (discal) de *Perisama*. La gruesa línea negra externa (submarginal) es homóloga con la línea externa (submarginal) de *Perisama* y a la cuarta línea periférica de

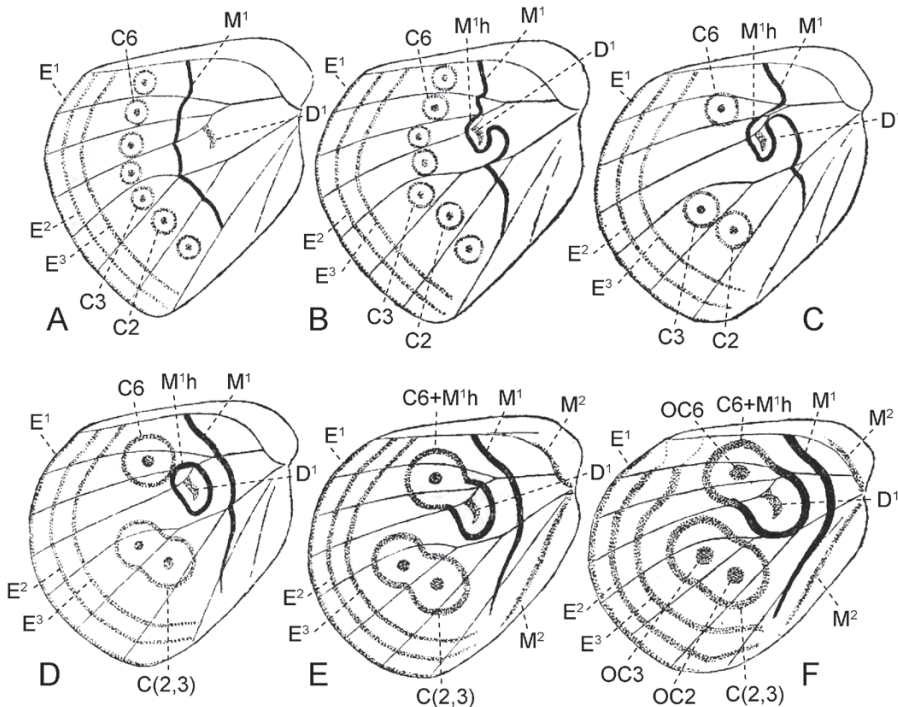


Fig. 9. – Interpretación de la evolución de elementos del diseño alar posterior (cara ventral) que caracteriza el género *Diaethria* Billberg. Interesa particularmente la secuencia en la cual ocurrirían las dislocaciones de los ocelos a partir del llamado “ground pattern” para formar los elementos centrales parecidos a los números 88 y 89 (tomado de SCHWANWITSCH, 1930 : 145, fig. 18).

Diaethria. La existencia de nervaduras negras es comparable con la de *Diaethria candrena* (Godart, 1824), especie atípica del género. Entre las siete manchas postdiscales negras, figuran las cinco equivalentes de *Perisama*, completadas por una inferior en el espacio *e1c*, observable también en *Mesotaenia* y una superior suplementaria en *e7*. De acuerdo con SCHWANWITSCH (1930), el aro circular discal en *Archaeogramma* constituiría un vestigio o primordio del dibujo con forma de cifra de *Diaethria*.

Como consecuencia de la discusión y comparaciones anteriores se evidencia que *Archaeogramma*, aunque está muy relacionado con *Diaethria*, *Mesotaenia* y *Perisama*, posee una combinación única y exclusiva de caracteres, lo cual justifica el establecimiento del nuevo género.

Archaeogramma claritae Costa, n. sp.

HOLOTIPO: ♀, Venezuela, Edo. Bolívar, Auyán Tepui, El Peñón, 1850 m, 26.XII.2012 (MIZA).

ALOTIPO: ♂, *idem*, entre El Danto y El Peñón, 1700 m, 23.III.2013 (MIZA).

PARATIPOS: 1 ♀, *idem* alotipo, 1500 m, 27.XII.2012 (MIZA); 1 ♀, *idem* holotipo, 24.III.2013 (MNHN, ex-MIZA); 1 ♀, *idem* alotipo, 24.III.2013 (MIZA).

Descripción de la hembra. – Fig. 7-8. Longitud de las alas anteriores: 20,5-23 mm (holotipo 22 mm) (n = 4, media = 21,8). Cara dorsal sobre fondo negro.

Alas anteriores con una serie de cuatro manchas azul verdoso metálico dispuestas en arco transversal fragmentado, desde el espacio *e1a* hasta el *e6*. Primera mancha postdiscal situada cerca de la base de los espacios *e6*, *e5* y *e4*; segunda en medio del espacio *e3*; tercera en el espacio *e2*; la cuarta, más cercana al margen de las alas, aislada del grupo formado por las tres primeras, se extiende por ambos lados del nervio *n1*. Dentro de la celda discal se encuentra una primera línea azul verdoso metálico ligeramente bifurcada cerca de su base que bordea el nervio cubital casi hasta el ramal del nervio *n2*, acompañada de una corta línea que sigue la base de la costa; una segunda línea en el espacio *e1a* bordea el nervio *n1* hasta la mitad basal de su longitud. No hay rastro de mancha apical. Franja marginal con alternancia de negro en la extremidad de los nervios y blanco entre ellos.

Alas posteriores con banda submarginal azul cenizo que remonta desde el tornus para terminar progresivamente en punta en el espacio *e6*. Sufusión de escamas azul metálico en la celda discal, acompañada de algunas escamas periféricas aisladas. Franjas alares blancas y gruesas. Margen externo fuertemente ondulado.

Cara ventral sobre fondo principalmente beige en la porción disco-basal y marrón claro en la porción postdiscal, hasta la línea negra submarginal paralela al borde de las alas. Banda roja costal la cual, en su extremidad distal, desciende hasta el espacio *e7* de manera ininterrumpida siguiendo con una hilera de seis manchas rojas a lo largo del margen externo hasta el tornus; la mancha roja más grande entre los nervios *n1b* y *n2* presenta un rastro rojo satélite inserto en la línea negra submarginal. Primera línea negra (basal) situada sobre el nervio costal *n8*; se inicia en la base de las alas y se reduce acercándose a la banda roja costal. Segunda línea negra (postbasal) con contornos difusos; se extiende desde el nervio costal *n8* para esfumarse progresivamente pasando la celda discal. Tercera línea interna (discal) extendiéndose desde el nervio costal *n8* hasta el tornus, pasando por el espacio *e1b* y conectándose a las dos extremidades de la línea negra submarginal, en su parte superior por el nervio costal *n8* y en la parte inferior cerca del tornus. Todos los nervios incluidos entre la líneas discal y submarginal delineados en negro; siete manchas negras oblongas dispuestas en medio de los espacios *e1c*, *e2*, *e3*, *e4*, *e5*, *e6* y *e7*, respectivamente, a nivel del límite del oscurecimiento distal del color de fondo; el aro discal montado sobre los espacios *e4* y *e5* cuelga desde el nervio *n6* y desciende penetrando en la celda. Espacio entre cada mancha roja y la línea negra submarginal azul cenizo. Alas anteriores: zona apical dividida en dos bandas longitudinales claras por una gruesa línea negra con azul cenizo tenue en su borde externo. Zona postdiscal negra; una banda costal de forma triangular con dos manchas blancas longitudinales ubicadas en la costa y una mancha grisácea en el espacio *e6*. Superficie disco-basal casi totalmente roja; base de las alas y costa blancuzcas; espacio *e1a* gris oscuro.

Venación de las alas similar a la observable en *Perisama*, *Diaethria* y *Cyclogramma*. Antenas con un pequeño rastro blanco en la base de cada segmento los cuales van reduciéndose progresivamente hasta desaparecer cerca de la maza; maza negra en el lado superior y marrón nuez en el inferior.

Descripción del macho. – Fig. 5-6. Longitud de las alas anteriores: 21 mm ($n = 1$). Sin dimorfismo sexual significativo en los dibujos de las alas.

Difiere de la hembra en la forma de las alas posteriores, cuyo tornus forma un ángulo recto (ver diagnosis del género). Ondulación del borde distal más acentuada. Banda costal de la cara ventral de las alas anteriores alargada y de forma rectangular, llegando a penetrar el espacio *e4*. En la cara dorsal se evidencia que la línea azul metálico que bordea el nervio *n1* en el espacio *ela* es más gruesa y más larga en el macho y su extremidad se prolonga en sufusión hasta alcanzar la mancha inferior del arco transversal. Franja blanca de las alas posteriores con un oscurecimiento neto en el tornus a partir del

nervio *n2*, dónde es más larga. En la cara ventral, la composición y la disposición de los dibujos son las mismas en ambos sexos; se percibe un ligero reflejo fucsia sobre la superficie disco basal roja de las alas anteriores.

Genitalia: fig. 10. Tegumen en forma de cúpula.

Uncus en pico cuya longitud es aproximadamente la de la mitad del tegumen, una brocha de setas en su base dorsal. Vinculum prolongado por un saccus muy alargado y curvo cuyo diámetro se reduce regularmente hacia su punta. Brachia curvos y finos. Valvas oblongas ligeramente más anchas en su extremidad distal externamente cubiertas de setas finas. Mitad basal del aedeagus ligeramente sigmoidal, mitad distal recta y de diámetro regular. Hypandrium con lóbulo basal grueso reduciéndose hacia la horquilla de su extremidad distal. Hendedura basal estrecha. Horquilla ancha y abierta en forma de cola de pez; sin espinas, ni setas en las puntas; ligeramente más ancha que el lóbulo.

Las estructuras genitales del macho de *Atachaeogramma claritae* son similares a las de *Perisama* y *Diaethria*, lo cual denota el estrecho parentesco entre los tres géneros.

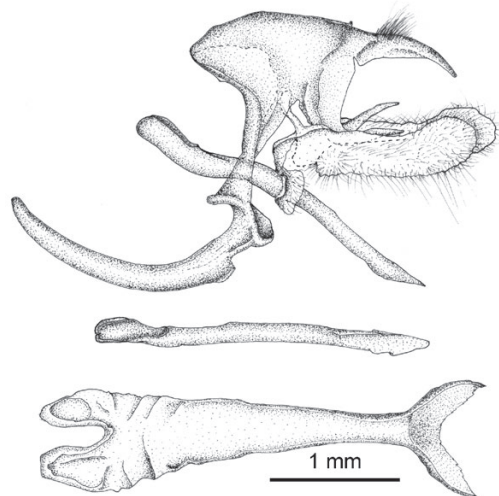


Fig. 10. – *Arachaeogramma claritae* n. gen., n. sp., genitalia masculinos. Arriba: armadura completa con aedeagus en posición natural, vista lateral; centro: aedeagus separado, vista dorsal; abajo: hypandrium, vista dorsal.

Derivatio nominis. – Del latino *claritae*, genitivo singular femenino de Clarita, a su vez diminutivo del nombre propio Clara. Quiero dedicar esta mariposa a la memoria de mi esposa Clara (Clarita), fallecida el 26 de diciembre de 2008: por coincidencia, la captura del primer individuo de esta especie ocurrió justo el día del aniversario de su muerte.

Hábitat y etología. – Conocida únicamente del Auyán Tepui, Estado Bolívar, Venezuela (fig. 23). El camino que sube al Auyán Tepui desde Uruyén (500 m) pasa por dos terrazas: una a los 1000 m (Campamento Guayaraca), la otra a los 1500 m (Campamento El Danto). La densa selva nublada que cubre la totalidad del talud de la segunda terraza termina a los 1500 m, justo antes de El Danto. Luego empieza el último talud que alcanza la pared vertical a los 2200 m. Los cinco individuos conocidos estaban sobre este talud entre los 1500 y los 1850 m, en algunas de las quebradas que se cruzan en el camino. El Peñón se ubica en la vertiente sur del Auyán Tepui, altitud 1850 m ($5^{\circ}44'40''N$ - $62^{\circ}32'30''O$), sobre un talud muy inclinado; el terreno es rocoso y parcialmente cubierto de suelo. La vegetación predominante es la de un arbustal muy denso de 2-5/6 m de alto, donde predominan especies como *Bonnetia steyermarkii* Kobuski (Bonnetiaceae), *Coccoloba schomburgkii* Meisn. (Polygonaceae) y otras de Melastomataceae, Clusiaceae y Ericaceae. En sitios protegidos y a lo largo de pequeños riachuelos llega a conformar bosquecillos de 5-8 m de altura. El elemento pantepuyano *s. str.* (HUBER, 1995) sólo está representado esporádicamente en este ambiente. No se puede excluir que la vegetación del talud, en la actualidad relativamente baja, represente una fase de recuperación después de una o varias quemadas intensas ocurridas en el pasado.

Tres hembras y un macho de *Arachaeogramma claritae* n. sp. se han recolectado en vuelo: ambos sexos suelen volar en las horas más cálidas del día y a pleno sol. Si el ambiente está nublado no se observa ningún movimiento de su parte. Aún en pleno sol *A. claritae* pasa la mayor parte del tiempo parado sobre las hojas más altas de los árboles de las quebradas y de vez en cuando se libra en vuelo rápido y corto entre una y otra planta. Nunca se observó en el suelo o en charcos, tampoco es atraído a cebos de orina. Una hembra se ha encontrado en una trampa cebada con plátano fermentado.

Archaeogramma claritae comparte hábitat con *Perisama tepuiensis* Attal & De Marmels, 2012, cuyos hábitos son muy similares: en vuelo se diferencian fácilmente por el color ventral de sus alas posteriores: blanco reluciente en *P. tepuiensis*, gris oscuro en *A. claritae*.

No es común, hoy en día, el descubrimiento de una nueva especie de Biblidinae que no encuentre ubicación en ninguno de los géneros conocidos. Considerando, además, que esto ocurrió en la primera visita al Auyán Tepui, cabe preguntarse qué más podría encontrarse realizando recolectas sistemáticas y continuas durante largos lapsos de tiempo, tal como se acostumbra para lugares más accesibles. La explicación es que el Pantepui es todavía muy poco conocido: la finalidad de este trabajo, más allá de la presentación de nuevos descubrimientos, es fomentar el interés para la investigación en sus zonas más remotas.

Perisama tepuiensis Attal & De Marmels, 2012

En 1956 se recolectó una hembra de *Perisama* en el Auyán-Tepui. DE MARMELS (1999) publicó una descripción fiel, así como un análisis preclaro de la posición de este espécimen en el género; su aspecto general y su aislamiento geográfico le hicieron suponer con razón que se trataba de una especie inédita. A fin de consolidar la idea de una nueva especie, ATTAL & DE MARMELS (2012) publicaron el taxón nuevo, lo que así mismo permitió, gracias a ilustraciones de Roger Hiltbrand, tener una representación restaurada de un individuo que se encuentra muy deteriorado. A partir de los datos morfológicos de ATTAL & CROSSON DU CORMIER (1996) se estableció también una hipótesis sobre el presunto aspecto externo del macho. Durante una reciente expedición al Auyán-Tepui, se han recolectado varios machos de *P. tepuiensis* (fig. 11-12) que se describen a continuación.

Material examinado. – ♀ holotipo, “El Zanjón, cima, Auyantepuy, Bolívar, Venezuela, ± 2000 m, 22.IV.56”, “Propiedad del MIZA, Fac. Agronomía UCV Maracay, Venezuela”, “F. Fernandez Y. C. J. Rosales”, “*Perisama* ♀”, Genitalia: *Perisama* 0001” (MIZA); 1 ♂, “Auyán Tepui, El Peñón, 1850 m, 22.XII.2012, Estado Bolívar, Venezuela” (MIZA); 1 ♂, *idem*, 26.XII.2012 (MIZA); 1 ♂, *idem*, 27.XII.2012 (MIZA); 4 ♂, *idem*, 24.III.2013 (2 in MIZA, 2 in SA ex-MC); 2 ♂, *idem*, 27.III.2013 (MC); 3 ♂, *idem*, 26.XII.2012 (MC); 2 ♂, *idem*, 26.III.2013 (SA, ex-MC).

Descripción del macho. – Longitud de las alas anteriores: 22 mm. Cara dorsal sobre fondo negro, todos los dibujos de color azul metálico.

Alas anteriores con una banda transversal arqueada compuesta de cuatro manchas adosadas una a otra, con borde interno irregular y borde externo con protuberancias regulares entre las venas. Dibujo apical con una mancha oblonga principal en el espacio *e6* y de pequeñas manchas alineadas en la prolongación de cada una de sus extremidades. La vena cubital es bordeada con una línea en la celda y con una sufusión al exterior. La vena *n1* se bordea de una sufusión a cada lado. La mancha situada en la base del espacio *e2* desborda ligeramente debajo de la vena *n2*. Una corta línea en sufusión bordea la vena costal a la base de la celda.

Alas posteriores con una banda submarginal regular, de color azul metálico, dividida por las venas negras, y cuya anchura disminuye hacia la costa. Cara ventral de las alas anteriores sobre fondo negro, una mancha roja llena la celda y se vuelve de color blanco grisáceo en su tercio basal. Superficie apical blanca e intensamente bordeada de negro. A media distancia entre la mancha roja celular y la parte apical blanca hay una mancha costal blanca seguida de cuatro gruesas manchas de color azul metálico,

separadas por las venas negras, la tercera más grande. Entre esta mancha costal y la celda, la costa está rebordeada por una ligera sufusión azul metálico. En la cara ventral de las alas posteriores de color blanco, puede aparecer un oscurecimiento perceptible en la vecindad de la línea negra externa por su lado interno. Se encuentra la ornamentación clásica del género, con las dos líneas negras, entre las cuales cinco puntos negros gruesos están dispuestos en los espacios *e2* a *e6*, respectivamente. La línea negra externa es paralela al borde externo negro de las alas; la línea negra interna casi recta.

Genitalia: fig. 17. Tegumen achatado superiormente. Uncus en forma de pico, glabro, cuya longitud es cerca de la mitad de la del tegumen. Bracchia ligeramente curvos hacia la extremidad distal. Saccus muy alargado y curvo. Valvas oblongas, mas anchas en el extremo distal, portando largas setas. Aedeagus muy alargado, ligeramente curvo. Hypandrium similar al de otras especies del grupo *alicia*, por su robustez y proporciones; porta setas en la extremidad distal de la horquilla, pero ninguna espina, como en las especies del grupo *lebasii*.

Las estructuras genitales del macho en todas las especies del género son bien conocidas y confirman el establecimiento de los grupos propuestos por DESCIMON (1985). Las características del grupo *alicia* definidas por ATTAL & CROSSON DU CORMIER (1996) residen esencialmente en el aspecto del hypandrium, que es masivo y dilatado hacia el lóbulo, con una amplia horquilla en su extremidad distal. En términos generales las estructuras genitales masculinas de *Perisama tepuiensis* se asemejan a las de las otras especies del grupo *alicia*. Por otra parte, dentro del grupo la mayor longitud del saccus y del aedeagus son particularidades específicas de *P. tepuiensis*.

Discusión. – Se confirma la hipótesis de ATTAL & DE MARMELS (2012 : 113) toda vez que el examen del macho no reveló ningún dimorfismo sexual.

DOUBLEDAY (1849) definió el género *Perisama* por las dos líneas negras en la cara ventral de las alas posteriores, entre las cuales puede existir o no una serie de puntos. El aspecto de *P. tepuiensis* no deja duda sobre su pertenencia genérica. En su cara dorsal, el color del marcado apical de las alas anteriores y de la banda submarginal de las posteriores es idéntico a la de la banda transversal de las anteriores; esta configuración permite ubicar a *P. tepuiensis* en el grupo de *P. alicia* (Hewitson, 1868), tal como es definido por ATTAL & CROSSON DU CORMIER (1996); la forma de las antenas, con una maza alargada por la elongación de sus artejos terminales de color marrón y amarillo, es por otra parte un carácter consustancial a algunos grupos de *Perisama* (ATTAL & CROSSON DU CORMIER, 1996) como el de *P. alicia*. Esta afinidad es destacada por DE MARMELS (1999) quién menciona semejanzas con *P. emma* Oberthür, 1916, y *P. guerini* Felder & Felder, 1867, ambos pertenecientes al grupo *alicia*. *P. tepuiensis* constituye pues la cuadragésima tercera del género y la décimo cuarta del grupo *alicia*.

Subfamilia **Charaxinae** Guenée, 1865

***Memphis paulus* Orellana & Costa, n. sp.**

HOLOTIPO: ♂, La Escalera, Km 132 sur El Dorado (5°54'50" N - 61°26'10"O), 1450 m, Sierra de Lema, Edo. Bolívar, Venezuela (MIZA).

ALOTIPO: ♀, Auyán Tepui, vía a El Peñón (5°44'23" N - 62°32'19"O), 1730 m, 27.XII.2012, Edo. Bolívar, Venezuela (MIZA).

Diagnosis. – Charaxinae Anaeini muy similar a *Memphis arginussa* (Geyer, 1832) y *M. perenna* (Godman & Salvin, 1884). Manchas azules submarginales de las alas anteriores mayores que en aquellas especies. Margen anal de las alas anteriores en ambos sexos con invaginación y emarginación distales someros. Alas posteriores carecen de las medias lunas marginales azules. Hembra con mayor densidad de escamas blancas sobre las manchas submarginales de las alas anteriores.

Descripción del macho. – Fig. 13-14. Longitud de las alas anteriores: 31 mm, envergadura: 52 mm (n = 1).

Alas anteriores con borde externo sigmoidal, suavemente crenulado por las venas. Ápice poco pronunciado, algo obtuso. Margen interno sigmoidal, más amplio hacia la base, con emarginación distal poco pronunciada. La cara dorsal de color azul índigo oscuro a negro con visos azulados iridiscentes, haciéndose azul marino hacia el tercio basal, sin borde preciso. Manchas submarginales y preapicales azul cielo, más alargadas en el espacio *e6*, de tamaño similar en *e5*, *e3* y *e2*, y apenas menor en *e1b*.

Alas posteriores con margen externo crenulado. Cola pronunciada con elongación distal en *n4* reduciéndose hasta terminar en punta. Azul índigo como en las alas anteriores, apenas detectable el azul marino basal. Margen anal pardo chocolate, llegando a invadir parcialmente la celda discal. Pequeñas manchas oclares ocupando los espacios *e5*, *e4*, *e3* y *e2*, respectivamente, y consistentes en un núcleo negro con borde proximal azul cielo (las dos primeras) y blanco (las dos restantes), siendo aquella en *e3* el doble en tamaño que las precedentes. La doble mancha ocelar en *e1c* apenas es perceptible como pequeños puntos negros en ambas caras.

Cara ventral: patrón críptico ideal para suelos expuestos, troncos, etc... Matices de pardo grisáceo a chocolate con escamas terracota y gris blanquecino. Alas anteriores con dos franjas oscuras transversales a las venas en la mitad basal, de mayor grosor la más distal. Margen distal de igual color. Los espacios claros, pardo grisáceo, salpicados con escamas blanquecinas. Margen anal enriquecido con terracota y gris blanquecino. Alas posteriores con bandas transversales pardo chocolate en regiones discal-postdiscal y premarginal, la interna con protuberancia distal en el espacio *e4* y mostrando una doble mancha argéntea en *e7*. Ocelos como en la cara dorsal. El resto de las alas color pardo grisáceo, pero con menor cantidad de escamas blancas en relación con las alas anteriores. A juzgar por las observaciones en los patrones y diseños alares de *M. perenna austrina*, la pequeña mancha en el espacio *e4*, la extensión distal en *e6* y demás marcas fuera de las delineadas arriba, pueden considerarse parte de una variación expresada en el único individuo macho conocido. Se presume que la cara ventral podría presentar variación en los matices del pardo achocolatado como ocurre en las demás especies afines.

Genitalia: fig. 18. Tegumen dorsalmente convexo, más pronunciado en su extremo distal, de forma trapezoidal. Uncus alargado, rematando en punta, en forma de daga con margen dorsal convexo y margen ventral sinuoso, tan largo como el tegumen. Base de brachia hasta tres veces el espesor del uncus, pero de igual longitud, fusionados. Margen ventral doblado en relación a la base, formando ángulo obtuso. Valvas subrectangulares, ensanchadas distalmente, con fuerte convexidad en costa y terminando distalmente en una punta o diente cónico en el harpe. Se proyectan desde el uncus por una longitud equivalente al ancho de los brachia. Aedeagus esclerotizado, con bulbo eyaculatorio membranoso distendiéndose desde la abertura antero dorsal.

Los genitalia masculinos de *Memphis arginussa onophis* (Felder & Felder, 1861) (2 de Perú: Satipo, Junín, ex H. Rojas), *M. arginussa eubaena* (Boisduval, 1870) (2 de Colombia: Cundinamarca, Cordillera Oriental, Chirajara, 1200 m, 15-16.XI.1986, ex-J. Salazar), *M. lemnos* (Druce, 1877) (1 de Perú: Pucallpa, Río Ucayali, VII.1964, ex-col. F. Romero), *M. perenna austrina* Comstock, 1961 (1 de Venezuela: Lara, P.N. Yacambú, El Blanquito, 1300-1400 m, 9°42'42"N - 69°33'57"O, 17.XII.2009, *A. Orellana col.*; 1 de Venezuela: Táchira, Parque Natural Paramillo, San Cristóbal, 1100 m, 7°47'35,4"N - 72°11'39,5"O, 15.IX.2010, *A. Orellana col.*; 1 de Venezuela: Sucre, Altos de Santa Fé, I.1986, *F. Romero col.*) y de *M. pithyussa morena* (Hall, 1935) (1 de Venezuela: Aragua, Los Cerritos, cr. Choroni, 200 m, *F. Romero & A. Orellana cols.*) exhiben estructuras muy similares entre sí y sin diferencias notables que permitan establecer claramente su utilidad para separar especies, tomando en cuenta la variabilidad morfológica de las mismas. Es preciso estudiar series más grandes y detallar ciertos caracteres. BONFANTTI *et al.* (2013) sugieren observar las espinas en las valvas y la variación en los brachia en especies de *Fountainea* Rydon, 1971, y de *Memphis* Hübner, 1819. Hasta ahora, las observaciones hechas sólo permiten sugerir que las especies arriba mencionadas deberían ser agrupadas en *Cymatogramma* Doubleday, 1849.

Descripción de la hembra. – Fig. 15-16. Tamaño sustancialmente mayor que el macho. Longitud de las alas anteriores: 36 mm, envergadura: 60 mm. Coloración general negro mate. Cuartos basales azul marino oscuro, mostrando una transición al negro algo más abrupto que en los machos. Conserva los mismos dibujos de éste último, excepto que en las alas posteriores lleva una mancha ovalada discal sobre la costa de color terracota a ocre, delimitada a nivel subcostal. Manchas marginales y preapicales de las alas anteriores azul cielo con notable cantidad de escamas blancas esparcidas, especialmente la costal, la preapical y la central (en orden

descendente). La cola de las alas posteriores apenas espatulada. Cara ventral: igual al macho, con los colores más pardos, menos grisáceos y en general más claros. Los dibujos oscuros contrastan en mayor grado en relación al macho.

Derivatio nominis. – De *paulus*, es latinización de Paolo. Dedicado a Paolo Costa, hijo del segundo autor, quien además ha sido su valioso colaborador en algunas de las exploraciones realizadas en el Pantepui.

Discusión. – La comparación de *Memphis paulus* n. sp. con otras especies del género, conduce a la inevitable tarea de asociarla con aquellas del grupo VIB *arginussa* (*sensu* COMSTOCK, 1961). Este conjunto de especies, junto a los grupos VIA *verticordia*, VIIA *hedemanni*, VIIB *glauce* y VIIC *appias* recogen cierta uniformidad que obliga a reconsiderar la factibilidad de usar el género *Cymatogramma* Doubleday, 1849 (RYDON, 1971; SALÁZAR & CONSTANTINO, 2001; ORELLANA, 2000, 2007). No obstante, *Cymatogramma* ha sido recientemente colocado

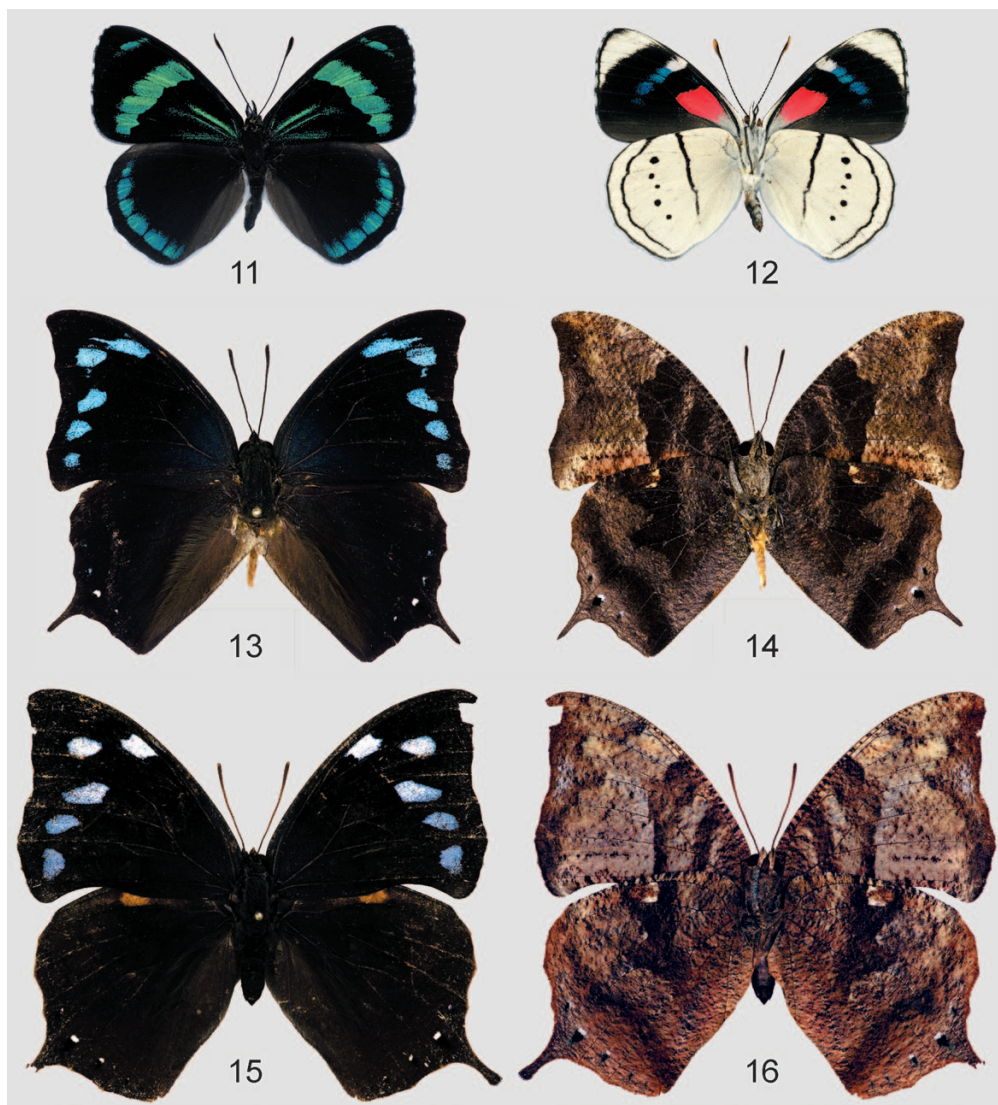


Fig. 11-16. – 11-12, *Perisama tepuiensis* Attal & De Marmels, ♂: 11, cara dorsal; 12, cara ventral. – 13-16, *Memphis paulus* n. sp., caras dorsales (izquierda) y ventrales (derecha): 13-14, ♂ holotipo; 15-16, ♀ alotipo.

bajo la sinonimia menor de *Memphis* (LAMAS, 2004). Aunque análisis cladísticos en Charaxinae (MARCONATO, 2008; ORTIZ-ACEVEDO & WILLMOTT, 2013) han ayudado a dilucidar relaciones entre géneros, los mismos no han aportado la requerida resolución para las especies aquí tratadas. La información que asoma del estudio de los caracteres de los estadios inmaduros (DIAS *et al.* 2010; JANZEN & HALLWACHS, 2012; obs. pers.) y de datos etológicos sugieren que el grupo es bastante uniforme y podría ser monofilético. Consideramos adecuado reconocer el nuevo taxón dentro del género *Memphis*.

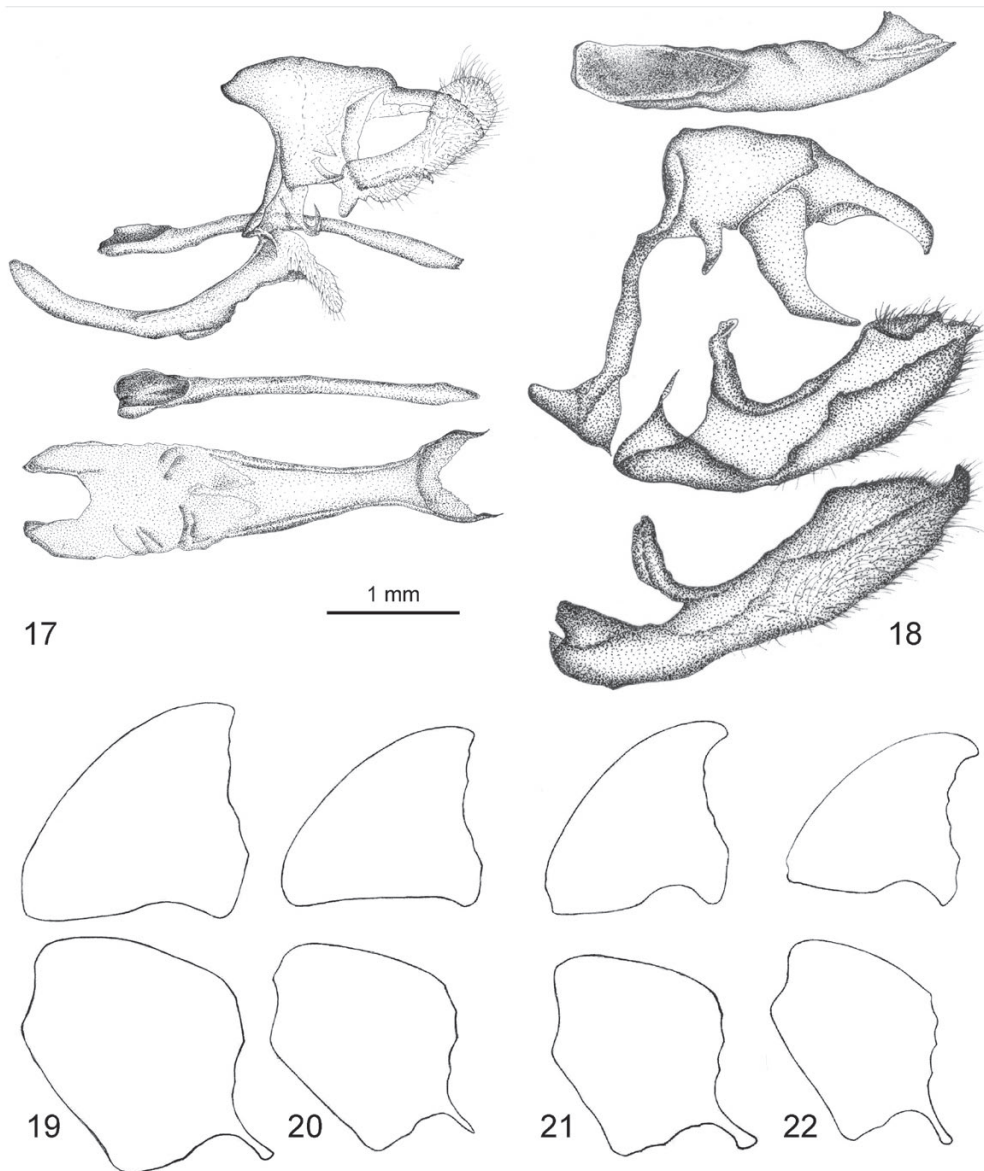


Fig. 17-22. – 17, *Perisama tepuiensis* Attal & De Marmels, ♂, genitalia. Arriba: armadura completa, con aedeagus en posición natural, vista lateral; centro: aedeagus separado del resto de las estructuras, vista dorsal; abajo: hypandrium, vista dorsal. – 18, *Memphis paulus* n. sp., ♂, estructuras quitinizadas del aparato genital, vista lateral, valvas y aedeagus removidos de su posición original. – 19-22, *Memphis* spp., comparación de la forma de las alas: 19, *M. paulus* n. sp., ♀; 20, *M. paulus* ♂; 21, *M. perenna austrina* Comstock, ♀; 22, *M. perenna austrina* Comstock, ♂.

A simple vista *M. paulus* parecería una subespecie de *M. arginussa* o de *M. perenna*. De éstas, la primera especie concuerda en particular por la forma del contorno de las alas, el cual aparece con un aspecto más compacto y menos alargado, como sucede con *M. pithyusa* (Felder, 1869). *M. arginussa* se distribuye por Centroamérica (*M. arginussa eubaena*), los Andes desde Colombia a Perú (*M. arginussa onophis*), reapareciendo en el sureste de Brasil (*M. arginussa arginussa*). Por otra parte la especie trans-andina *M. perenna* vuela desde el Sur de México a Guatemala (*M. perenna perenna*), en Costa Rica [*M. perenna lankesteri* (Hall, 1935)] hasta los Andes de Colombia y Venezuela (*M. perenna austrina*), incluyendo en este último país las Cordilleras de la Costa Central y Oriental. Ambas especies son comunes en sus lugares de origen (excepto quizás la subespecie *lankesteri*). La información hasta ahora conocida deja de manifiesto unas discontinuidades de distribución que no encuentran explicación satisfactoria, por ser territorios con ecosistemas aptos. Hasta la fecha, no se ha podido confirmar la presencia de *Memphis arginussa* en los Andes de Venezuela como lo pronosticaban PYRCZ & NEILD (1996), a pesar de ser muy común en vecindades de Colombia. En el plano morfológico, consideramos importante la forma de las alas. En el macho, *M. arginussa* es la que más proximidad muestra. Sin embargo en ambos sexos de *M. paulus* n. sp., la sinuosidad crenulada en las venas es menos marcada; además, en el margen anal de las alas anteriores, la forma sigmoidal debido al invaginamiento seguido de la emarginación distal no es tan pronunciada (fig. 19-22). El examen superficial de múltiples ejemplares hembras de *M. perenna*, en diversas colecciones, así como la observación de ejemplares en el campo, nunca ha rendido un ejemplar con la forma de alas como en *M. paulus*. Esta es mucho más obtusa y muy lejos de ser considerada falcada, dentro de los términos para *Memphis*. Finalmente, en las alas posteriores destaca la forma de las colas, que en *M. paulus*, en ambos sexos, no se presenta en forma de espátula como en *M. perenna austrina*.

Hábitat y etología. – *Memphis paulus* n. sp. vive en las selvas nubladas montanas y altimontanas de la Sierra de Lema y del Auyán Tepui, Edo. Bolívar, Venezuela, entre 1400 y 2000 m (fig. 23). Probablemente su distribución se extiende a los mismos tipos de selva en los taludes de otros tepuyes más o menos cercanos.

El ejemplar macho de *Memphis paulus* n. sp. fue recolectado en una trampa cebada con excrementos de perro en la parte alta (1450 m) de la Sierra de Lema en una zona de bosque submontano nublado de porte bajo a mediano (10-15 m). La flora predominante se compone de especies leñosas de Theaceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae y Melastomataceae. La hembra de *M. paulus* también fue recolectada en una trampa similar, pero con cebo de plátano fermentado, en una quebrada situada en la vertiente sur del Auyán Tepui a una distancia de 700 m del sitio conocido como El Peñón y a una altitud de 1730 m. Esta quebrada se encuentra sobre una vertiente de talud muy inclinado; el terreno es rocoso y parcialmente cubierto de suelo. La vegetación forma un arbustal muy denso de 2-6 m de alto, que en sitios protegidos y a lo largo de pequeños riachuelos llega a conformar bosquecillos de 5-8 m de alto. En el arbustal predominan *Bonnetia steyermarkii* (Bonnetiaceae), *Coccoloba schomburgkii* (Polygonaceae), y especies de Melastomataceae, Clusiaceae y Ericaceae.

No se ha podido observar esta mariposa en vuelo. Sólo se observó que los machos pueden ser atraídos por heces y las hembras por frutas fermentadas. Esto es similar a lo que ocurre con especies del género propias de los Andes Venezolanos, donde las hembras de *Memphis perenna* acuden con vehemencia a frutas en fermentación y los machos son atraídos por excrementos de mamíferos y sustancias orgánicas no determinadas en el suelo.

No fue posible localizar o capturar más individuos de *Memphis paulus* n. sp., a pesar de esfuerzos, particularmente en la región de La Escalera, cuyo acceso es mucho más fácil que en el Auyán Tepui. Esta escasez haría suponer que las poblaciones de esta especie son mucho más reducidas que las de sus parientes andinos. Sin embargo, dado lo poco que se conoce de la fauna del Pantepui, también es posible que su rareza sea debido a que todavía no se ha logrado

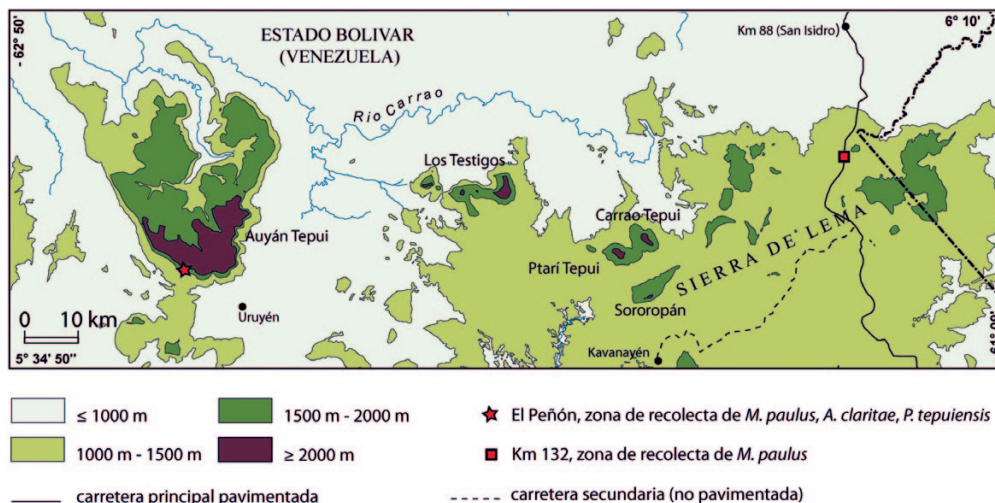


Fig. 23. – Localización de *Archaeogramma claritae* n. gen., n. sp., *Perisama tepuiensis* Attal & De Marmels y *Memphis paulus* n. sp.

ubicar su hábitat y/o la temporada de emergencia propios de esta especie. En algunas regiones andinas de Venezuela, por ejemplo, las poblaciones de *M. perenna austrina* presentan fluctuaciones estacionales que van desde largos periodos en los que los adultos están aparentemente ausentes, hasta otros en los que suelen ser muy abundantes.

Conclusión. – Sustentar la caracterización de una especie sobre la base de una sola pareja quizás abrigue cierto escepticismo. Sin embargo, conferimos el crédito para establecer *Memphis paulus* como identidad inédita, tanto por el fenotipo como por los hechos biogeográficos.

AGRADECIMIENTOS. – El primer autor agradece en particular a los participantes de las expediciones al Auyán Tepui, sus hijos Paolo y Ágata; Dulce Romero, quien se encargó de la revisión del texto en castellano y quien avistó el primer *Archaeogramma claritae*, haciendo posible así su captura; Ricardo Chaní y sus hermanos Tito y Juan Leo, de la comunidad Pemón de Kavanayén y Nicolás Briceño de la comunidad Pemón de Santa Marta, cuya valiosa ayuda permitió explorar localidades muy remotas, inalcanzables sin su participación. Agradecemos el apoyo brindado por el personal del MIZA, en especial su Director José Clavijo y Jürg De Marmels, Marco Gaiani y Quintín Arias; también la colaboración de Andrew Neild, sin duda el mejor conocedor de la fauna de mariposas de Venezuela; a Patrick Blandin y Jacques Pierre, quienes aportaron preciosos consejos; a Jacques Couvurchel, Roberto De La Maza y Jocelyne Guglielmi por su ayuda en nuestras indagaciones bibliográficas. Roger Hiltbrand realizó las figuras de alas de *Biblidini* y de *Memphis*, Héctor Suárez la digitalización de varias ilustraciones y Gilles Séraphin la elaboración del mapa. Finalmente un agradecimiento particular a Stéphane Boucher por su invaluable trabajo de revisión del texto.

AUTORES CITADOS

- ATTAL S. & CROSSON DU CORMIER A., 1996. – *The genus Perisama*. Venette: Sciences Nat, 149 p.
- ATTAL S. & DE MARMELS J., 2012. – Le genre *Perisama* Doubleday, 1849, présent à Auyan-Tepui (Venezuela) avec une nouvelle espèce (Lepidoptera, Nymphalidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 117 (1): 111-113.
- BILLBERG J. H., 1820. – *Enumeratio Insectorum in Museo Gust. Joh. Billberg*. Gadel, iv + 138 p.
- BONFANTTI D., CASAGRANDE M. M. & MIELKE O. H. H., 2013. – Male genitalia of neotropical Charaxinae: a comparative analysis of character variation. *Journal of Insect Science*, 13 (35): 1-55.
- COMSTOCK W. P., 1961. – *Butterflies of the American tropics. The genus Anaea. Lepidoptera Nymphalidae. A study of the species heretofore included in the genera Anaea, Coenophlebia, Hypna, Polygrapha, Protogoniis, Siderone and Zaretis*. New York: American Museum of Natural History, xiii + 214 p.
- COSTA M., VILORIA Á. L., HUBER O., ATTAL S. & ORELLANA A., 2014. – Lepidoptera del Pantepui. Parte I: Endemismo y caracterización biogeográfica. *Entomotropica*, 28 (3) [2013]: 193-216.

- D'ABRERA B., 1987. – *Butterflies of the Neotropical Region. Part IV. Nymphalidae (partim)*. Victoria: Hill House.
- DE LA MAZA J., 1977. – Estudio sobre el género *Diaethria* Billb. (Lepidoptera Nymphalidae) en México. *Revista de la Sociedad mexicana de Lepidopterología*, **3** (1): 5-15.
- DE MARMELS J., 1999. – First record of the genus *Perisama* Doubleday, 1849 from Pantepui, Venezuela (Lepidoptera, Nymphalidae). *Atalanta*, **30** (1/4): 155-158.
- DESCIMON H., 1985. – Distribution patterns in the Andean genus *Perisama* Doubleday (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera, Supplement 1*: 70-85.
- DE VRIES P. J., 1987. – *The butterflies of Costa Rica and their natural history. Papilionidae, Pieridae, Nymphalidae*. Princeton: Princeton University Press, xxii + 327 p.
- DIAS F. M. S., CASAGRANDE M. M. & MIELKE O. H. H., 2010. – Biology and external morphology of immature stages of *Memphis appias* (Hübner) (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Zootaxa*, **2668**: 21-32.
- DILLON L. S., 1948. – The Tribe Catagrammini (Lepidoptera: Nymphalidae). Part I. The genus *Catagramma* and allies. *Reading Public Museum and Art Gallery scientific publications*, **8**: vii + 113 p.
- DOUBLEDAY E. & WESTWOOD J. O., 1849. – *The genera of diurnal Lepidoptera: comprising their generic characters, a notice of their habits and transformations, and a catalogue of the species of each genus*. Volume 1. London: Longman, Brown, Green & Longmans, x + 250 p. + 30 pl.
- HEMMING A. F., 1967. – The generic names of the butterflies and their type species (Lepidoptera: Rhopalocera). *Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology), Supplement 9*: 1-509.
- HUBER O., 1995. – *Geographical and physical features* (p. 1-61). In: Berry P. E., Holst B. K. & Yatskievych K. (eds), *Flora of the Venezuelan Guayana. Volume 1. Introduction*. Saint-Louis: Missouri Botanical Garden, Timber Press, 363 p.
- JANZEN D. H. & HALLWACHS W., 2012. – *Dynamic database for an inventory of the macrocaterpillar fauna, and its food plants and parasitoids, of Area de Conservacion Guanacaste (ACG), northwestern Costa Rica*. <http://janzen.sas.upenn.edu>.
- LAMAS G., 2004. – *Checklist: Part 4A. Hesperioidea - Papilionoidea*. In: Heppner J. B. (ed.), *Atlas of Neotropical Lepidoptera*, vol. 5A. Gainesville: Association for Tropical Lepidoptera, Scientific Publishers, 470 p.
- MARCONATO G., 2008. – *Análise cladística de Charaxinae Guenée (Lepidoptera, Nymphalidae)*. São Paulo: Instituto de Biociências, Universidad de São Paulo. Tesis Doctoral en Zoología. <http://www.teses.usp.br/teses/disponiveis/41/41133/tde-02032009-154826/pt-br.php>.
- MUYSHONDT A., 1975. – Notes on the life cycle and natural history of butterflies of El Salvador. VI. A. *Diaethria astala* Guérin (Nymphalidae-Callicorinae). *Journal of the New York entomological Society*, **83** (1): 10-18.
- NEILD A. F. E., 1996. – *The Butterflies of Venezuela. Part 1: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae)*. A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae. Greenwich, London: Meridian Publications, 144 p.
- ORELLANA A. M., 2000. – Adiciones, rectificaciones y actualizaciones a “Mariposas de Venezuela” por Teóphile [sic] Raymond. Introducción, Charaxinae y Brassolinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Boletín de Entomología Venezolana*, **15** (2): 255-258.
- 2007. – Notes on the genus *Memphis*: hitherto unknown females, new records from Venezuela and comments on *M. wellingi* (Lepidoptera: Nymphalidae: Charaxinae). *Tropical Lepidoptera*, **17** (1/2): 9-13.
- ORTIZ-ACEVEDO E. & WILLMOTT K. R., 2013. – Molecular systematics of the butterfly tribe Preponini (Nymphalidae: Charaxinae). *Systematic Entomology*, **38**: 440-449. doi: 10.1111/syen.12008.
- PYRCZ T. W. & NEILD A. F. E., 1996. – Tribe Anaeni (p. 99-116). In: Neild A. F. E., *The Butterflies of Venezuela. Part 1: Nymphalidae I (Limenitidinae, Apaturinae, Charaxinae)*. A comprehensive guide to the identification of adult Nymphalidae, Papilionidae, and Pieridae. Greenwich, London: Meridian Publications, 144 p.
- RYDON A. H. B., 1971. – The systematics of the Charaxidae (Lepidoptera, Nymphaloidea). *Entomologist's Record and Journal of Variation*, **83** (8): 219-233.
- SALÁZAR J. & CONSTANTINO L. M., 2001. – Synthesis of the Colombian Charaxidae and description of new genera for South America: *Rydonia*, *Annagrapha*, *Pseudocharaxes*, *Muyshondtia*, *Zikania* (Lepidoptera, Nymphaloidea). *Lambillionea*, **101** (2) (suppl. 3): 344-369.
- SCHWANWITSCH B. N., 1930. – Studies upon the Wing-pattern of *Catagramma* and Related Genera of South American Nymphalid Butterflies. *Transactions of the zoological Society of London*, **21** (2): 105-284.
- SMART P., 1975. – *The illustrated encyclopedia of the butterfly world in colour*. London: Hamlyn, 275 p.